熊蜂级型分化研究进展

徐希莲, 王凤贺, 王　欢*

(北京市农林科学院植物保护环境保护研究所, 北京 100097)

摘要: 熊蜂是众多野生植物及农作物的有效授粉昆虫,具有重要的经济和生态价值。熊蜂复杂的生长发育过程及社会性使其成为社会生物学研究的最佳模式生物之一。社会性昆虫的生殖劳动分工具有重要的进化意义,而级型分化是形成生殖劳动分工的基础。蜜蜂级型分化的研究已取得诸多重要成果,其机理也得到了较为深入的阐释,而熊蜂的社会性研究尚未形成系统,与蜜蜂研究相差甚远。近来的研究表明,饲喂频率或者饲喂总量的差异能够引起熊蜂级型分化的发生。保幼激素和蜕皮激素与熊蜂幼虫的发育紧密联系,在熊蜂级型分化的过程中发挥重要作用。一些参与蜜蜂级型分化的基因,在熊蜂级型间也存在差异表达。此外,群体间的相互作用以及蜂王和工蜂间的竞争也是促进熊蜂级型分化发生的重要因素。本文从营养、激素调控、群体发展及相互作用等方面综述熊蜂级型分化机制,并对未来的研究提出可能方向。

关键词: 熊蜂; 级型分化; 营养; 群体作用; 保幼激素; 蜕皮激素

中图分类号: Q964　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 0454-6296(2015)12-1356-06

Research progress on caste differentiation in bumblebees

XU Xi-Lian, WANG Feng-He, WANG Huan* (Institute of Plant and Environment Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China)

Abstract: Bumblebees are effective pollinators for many natural plants and crops and have great value in economy and ecology. Bumblebees' complex growth process and high eusociety make them become outstanding model organisms in sociobiology research. The reproductive division of labor based on caste differentiation in social insects is of great significance in evolution. Many important findings about honeybee caste differentiation have been obtained, and the mechanisms underpinning this process are well elucidated. Compared with honeybees, the system of bumblebees' eusociety has not been thoroughly studied. Recently, it is evident that the feeding frequency or the feeding amount may induce bumblebee caste differentiation. Juvenile hormone and ecdysteroid are associated with the development of bumblebee larvae and play an important role in caste differentiation. Some genes involved in the regulation of honeybee caste differentiation were also found to be differentially expressed between bumblebee castes. In addition, the caste interaction and competition are found to be key factors causing bumblebee caste differentiation. In this article, we reviewed the mechanisms of bumblebee caste differentiation from nutrition, hormonal regulation, community development and interaction, and also proposed several directions for future studies in these areas.

Key words: Bumblebee; caste differentiation; nutrition; community interaction; juvenile hormone (JH); ecdysteroid (Ecd)

熊蜂和蜜蜂一样属于社会性昆虫,作为植物和农作物重要的传粉昆虫,熊蜂的三型蜂具有明确的分工和协作。不同形式的劳动分工存在于社会群体中,其中生殖劳动分工发生在雌性个体之间。在熊蜂群体中,蜂王主要负责产卵,而工蜂则从事维持蜂群生存和发展的一系列工作。与蜜蜂不同,熊蜂以

基金项目: 北京市科委课题"熊蜂授粉性能提升技术研究与集成应用"(Z151100001015003); 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室开放课题"熊蜂级型分化调控机制研究"(ChineseIPM1507)

作者简介: 徐希莲, 女, 1974 年 12 月生, 副研究员, 研究方向为熊蜂生物学研究及授粉应用, E-mail: 377466007@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: wanghuan111986@163.com

收稿日期 Received: 2015-08-12; 接受日期 Accepted: 2015-10-27

单独蜂王作为蜂群发展的起点，经历产卵、工蜂出房、群势不断壮大，到后期出现雄蜂以及新蜂王，预示着蜂群进入衰退阶段。

在工蜂出现之前，蜂王除了负责产卵，还负责筑巢、采食以及幼虫的饲喂工作，而工蜂在蜂群发展后期，也会由于蜂王统治力的衰退逐渐显现出产卵或者预产卵的行为。这种可塑性是社会性昆虫劳动分工的关键特征之一（Robinson，1992），而生殖劳动分工的可塑性表现在级型发育的调节过程。级型发育通常不是遗传上固定的，而是可接受外在环境因子调节的过程。级型发育的差异调节引起级型分化，最终导致生殖分工的发生（Hartfelder and Engels，1998）。

熊蜂以其在设施农业生产发挥的不可替代的授粉作用，以及复杂的社会结构和行为特征，目前已发展成为一种新的模式生物，用以探究昆虫社会性、社会行为以及级型分化等。熊蜂级型分化指熊蜂受精卵或者雌性小幼虫既可以发育为蜂王也可以发育为工蜂个体的现象。早在 19 世纪初，生物学家们就已经提出了营养差异决定雌性蜜蜂幼虫发育命运的观点（Melampy and Willis，1939 ）。熊蜂级型分化的研究在国内还未见报道，基于熊蜂的发育特征及近年来的国外研究结果表明营养供给、遗传因子、内分泌系统以及群体发展状态等都可能影响熊蜂的级型发育（Amsalem *et al*.，2015）。本文围绕熊蜂级型分化问题展开，着重讨论熊蜂级型分化的可能机理，包括关键营养作用机制、群体作用机制和内分泌调节的作用等。在此基础上，我们对现有的研究进行了系统的总结，并展望未来可能的研究方向。

1 熊蜂幼虫级型分化的关键时期

熊蜂幼虫从孵化到停止供给饲喂，蜂王一般为 18 d，工蜂为 15 d；从预蛹阶段到成虫，蜂王发育时间也长于工蜂，蜂王一般为 13 d，而工蜂为 10 d（Cnaani *et al*.，2000a）。不考虑级型间的差异，以熊蜂幼虫头壳的宽度为依据（头壳是幼虫唯一硬化的部分，不随体重的增加而改变，可以代表不同龄期的幼虫大小）将幼虫发育过程划分为 4 个阶段，即 4 个龄期。雌性幼虫经历不同的发育时间，最终发育为蜂王或者工蜂，蜂王体重（1.3 g）是工蜂（0.3 g）的 4 倍之多（Cnaani *et al*.，1997）。

用于描述真社会性昆虫级型差异的一个重要特征是幼虫发育过程中描述体型大小的双峰分布图（蜂王大于工蜂，没有重叠的部分）或者是显著的形态差异。不同种类熊蜂的蜂王和工蜂大小差异不同，体型发展分布可能是连续的，也可能出现双峰（Plowright and Jay，1968）。欧洲熊蜂 *Bombus terrestris* 1 和 2 龄幼虫时期，蜂王和工蜂体型大小的分布完全重叠，从 3 龄幼虫开始逐渐分离，直到 4 龄幼虫，两个级型的体型大小没有重叠部分（Röseler，1989；Cnaani，1998）。影响工蜂和蜂王体型差异悬殊的因素因熊蜂种类不同而有所差异，主要包括营养（饲喂食物种类、数量），工蜂/蜂王之间的矛盾冲突，群体发展的结果等（Goulson，2010）。

欧洲熊蜂级型分化的关键时期是 2 龄幼虫，此时幼虫大概是 5 日龄。Cnaani 等（2000a）将不同日龄的幼虫从青年蜂群（利于工蜂发育的环境）移到无王蜂群（利于蜂王发育的环境），结果 80% ～100% 的 1－4 日龄幼虫发育为蜂王，而 5 日龄幼虫 50% 发育为蜂王，其余发育为工蜂。而前人的研究则认为蜂王级型的决定时间更早，是 3.5 d 而不是 5 d（Röseler，1970，1976）。为了探索蜂王幼虫逆转为工蜂级型的时间，Cnaani（1998）将饲养在有利于蜂王发育环境的幼虫（并有 12 头有饲喂蜂王经验的老工蜂）转移到适宜工蜂发展的环境（青年蜂群，全部为工蜂），发现转移的 5 日龄蜂王幼虫中，只有 30% 的幼虫发育为蜂王，而 6 日龄蜂王幼虫发育为蜂王的数量高达 60%。不同的研究结果可能是在关键时期决定级型分化的途径不同造成的。

2 营养是级型分化的一个重要调节因子

熊蜂和蜜蜂相似，幼虫的整个发育过程基本处于不动状态，它们所需要的营养只能依靠工蜂饲喂提供。研究表明，蜜蜂的级型分化过程是一个差别饲喂过程，同样，对于不同种类的熊蜂级型间体型差异的研究也说明这种结果可能是由饲喂蜂对幼虫的饲喂频率和饲喂总量不同造成的。对幼虫饲喂频率的增加，能够导致幼虫向蜂王级型发育，而不充分的营养供给则使幼虫发育为工蜂（Plowright and Jay，1977）；同样的研究表明，如果是工蜂幼虫得到更丰富的营养，也可以发育为蜂王（Röseler，1989）。

多数熊蜂种类的级型分化发生在幼虫发育的最后时期，与食物存在一定关系，而欧洲熊蜂级型分化发生在幼虫发育的早期阶段，没有直接的研究发现欧洲熊蜂级型分化与食物的相关作用。研究表明，随着群体的发展壮大，欧洲熊蜂雌性幼虫接受的饲

喂时间逐渐增加,即第 3 批幼虫比第 1 和第 2 批接受饲喂时间更长,然而,工蜂和蜂王幼虫接受饲喂时间没有显著差异(Ribeiro, 1999)。在幼虫个体发育过程中饲喂频率是不断变化的,只有在幼虫发育的最后阶段,蜂王幼虫接受饲喂的频率比工蜂幼虫更高(Ribeiro *et al*., 1999),这可能是级型分化的结果,因为欧洲熊蜂级型分化发生在幼虫发育的较早阶段,在幼虫发育最后阶段为了保障雌性个体的体型差异,而增加了蜂王幼虫的饲喂频率。有人推测出现这种现象的原因可能是工蜂通过接收幼虫饥饿信号来饲喂幼虫,蜂王幼虫由于其个体较大,食物新陈代谢可能较快,从而饥饿信号发出的频率较高(Pereboom *et al*., 2003)。

在蜜蜂中,由于蜂王和工蜂幼虫食物类型的差异导致级型分化的发生,说明食物类型可能是一个调节熊蜂级型的因子(Kamakura, 2011)。Pereboom (2000)通过对熊蜂蜂王和工蜂幼虫的食物进行比较,发现幼虫 3 种主要食物(蔗糖、花粉和蛋白)在两种级型间无显著差异。导致这种结果的原因可能是研究的因素过于笼统,如蜜蜂研究就细化到了食物中的微量元素、维生素、酶类等在两种级型间的差异,因此,对于营养因素对熊蜂级型分化的影响还需要更精细的分析研究,最终才有可能探索出决定熊蜂级型分化的关键营养因子。

3 激素及基因对熊蜂级型分化的控制作用

激素平衡(hormone balance) 对于昆虫变态至关重要(Wigglesworth, 1954)。Shuel 和 Dixon (1960)将这一概念扩展到级型分化命题上来,并提出假设:早期幼虫期建立的激素平衡差别可作为媒介因子将营养和级型分化联系起来。保幼激素(JH)和蜕皮激素(Ecd)是很多昆虫调节幼虫发育的主要激素(Nijhout and Wheeler, 1982;Wheeler, 1986; Hartfelder *et al*., 2015)。Wirtz 和 Beetsma (1972)首先证实对西方蜜蜂 5 日龄工蜂幼虫体表施用 JH 或 JH 类似物能引起个体分化出蜂王特征,且当 JH 应用于 4 日龄和 5 日龄早期工蜂幼虫时,JH 表现出的蜂王诱导作用最为显著。

保幼激素和蜕皮激素除了能调节熊蜂行为和繁殖,还参与熊蜂幼虫发育和级型分化。Cnaani 等(1997)详细研究了熊蜂幼虫发育过程 JH 生物合成状况,发现 JH 生物合成速率在工蜂整个幼虫发育阶段一直较低,而蜂王在这个生理过程出现两个合成高峰。第 1 个合成高峰发生在 1 龄幼虫中间时期,在 1 龄幼虫期结束时下降到与工蜂水平一致。第 2 个峰值从 2 龄幼虫发育的中间开始,在 3 龄幼虫期结束时降低至与工蜂水平一致,4 龄蜂王幼虫 JH 水平与工蜂幼虫持平。蜜蜂蜂王幼虫血淋巴的 JH 滴度显著高于工蜂幼虫,尤其表现在分化的关键时间点,这表明级型分化过程中伴随着严格的 JH 合成与代谢调节(Hartfelder and Engels, 1998)。熊蜂幼虫血液 JH 滴度测定发现蜂王和工蜂幼虫发育过程中血液的 JH 滴度与上述测定的合成速率存在很高的相关性(Cnaani *et al*., 2000b)。

尽管没有直接的试验证明熊蜂蜂王幼虫发育过程中第1 个 JH 合成高峰是级型分化的关键时间点,但根据蜜蜂研究经验,可以将此峰值点作为熊蜂蜂王幼虫的决定点,那么,第 2 个 JH 合成峰值就发生在幼虫决定其向蜂王级型发育后。在鳞翅目昆虫中,保幼激素能够抑制促前胸腺素,最终导致蜕皮(Riddiford, 1981)。可能第 2 个 JH 合成高峰将蜕皮延迟到了下一个虫龄,结果导致蜂王幼虫发育期延长,最终使蜂王得到更大的体型发育。

蜕皮激素是另一种熊蜂蜂王和工蜂幼虫之间存在显著差异的激素。关于欧洲熊蜂幼虫蜕皮激素的两个研究,提供了幼虫发育期间蜕皮激素滴度变化的完整图像(Strambi *et al*., 1984; Hartfelder *et al*., 2000)。在 2 龄幼虫和 3 龄幼虫中间有两个清晰的高峰区。蜂王幼虫的蜕皮激素滴度较工蜂幼虫普遍偏高,但只在 2 龄幼虫期与工蜂幼虫差异显著。出现峰值的原因可能是昆虫预蜕皮时期需要的蜕皮激素增加。同样地,在 4 龄幼虫期出现的一个小峰值可能是预蛹期的决定点(Riddiford, 1981)。与工蜂幼虫相比,蜂王幼虫的这个蜕皮激素的峰值一直持续到蜂王达到相应的体重,与龄期延长相一致,说明蜕皮激素的作用在于幼虫体质的改变。最后,在预蛹阶段有一个更大的蜕皮激素滴度峰值,作用可能是诱导蛹化。这个峰值在蜂王发育过程中推迟,直到蜂王幼虫达到蛹化的合适体重,这与蜂王和工蜂的体型差异相一致。保幼激素和蜕皮激素在蜂王和工蜂幼虫发育过程中的差异是同步的,二者之间可能存在相互作用(Hartfelder *et al*., 2000)。

迄今为止,只有少数研究试图确定参与熊蜂级型分化的相关基因。Pereboom 等(2005)采用消减杂交技术(subtractive hybridization)鉴定了 12 个在蜂王和工蜂早期和晚期虫龄间差异表达的基因,由

于差异基因较少，不能掌握级型分化的机制，但是，发现这些差异基因中有一些基因参与营养储存和代谢，其中有 4 个基因（*hexamerin*，*ATP-synthase beta subunit*，*Cytochrome Oxidase I* 和 *Larval Cuticle Protein*）在蜜蜂级型分化中也存在差异表达现象。Kodaira 等（2009）发现 *Bifor* 基因表达取决于红光熊蜂 *B. ignitus* 个体大小，其表达水平与行为级型分化相关联。

4　社会因子及群体矛盾对熊蜂级型分化的影响

熊蜂新一代蜂王的出现发生在群体发展末期，与蜂王、工蜂雄性生殖冲突发生的关系密切（Duchateau and Velthuis，1988；Cnaani *et al.*，2000a）。蜂王和工蜂拥有各自认为的最佳出现处女王的时间，为群体冲突提供了基础。

蜜蜂中工蜂存在亲属优惠、辨认和相互监督的现象（吴小波等，2008），而熊蜂的蜂王和工蜂在产生雌性个体时间上也存在竞争和相互作用（Bourke and Ratnieks，1999）。从幼虫生存及发展环境看，蜂王、工蜂以及发育的雌性幼虫是决定幼虫命运的操控者。蜂王可能通过改变卵子类型调节级型分化，例如，通过营养的储量和影响基因表达的分子因素的调整改变卵母细胞的组成。蜂王还可能通过调节工蜂对幼虫的照顾行为间接地影响幼虫发育。工蜂作为幼虫主要的饲喂者，可能通过调节幼虫营养，如饲喂量、营养丰富度以及内源性影响因子等，影响甚至改变幼虫发育的最终级型（Amsalem *et al.*，2015）。

实验证明群体效应对级型分化也有一定的影响。将青年蜂群产的卵（一般情况这种卵发育为工蜂）转移到距离竞争点开始前 5 d 的宿主群体，这些卵发育为工蜂，而转移到接近竞争点的群体这些卵则发育为蜂王（Cnaani *et al.*，2000a）。Alaux 等（2005）将幼虫与 20 头青年工蜂分别与青年蜂王和年老蜂王放在一起，发现与青年蜂王一起的幼虫发育为工蜂，与年老蜂王一起的幼虫发育为蜂王。

早期关于欧洲熊蜂级型分化的假说是蜂王在群体起初始段能够通过信息素控制幼虫发育为工蜂，随着群体的发展，这种信息素的作用减弱，幼虫发育途径因此切换成为蜂王发育途径（Röseler，1970，1976，1989）。Röseler（1970）将幼虫与蜂王隔离，与工蜂一起饲养，幼虫发育为蜂王，反之，如果利用隔王栅与蜂王隔开（工蜂可以在隔室之间来回穿行），幼虫发育为工蜂；将一些工蜂每 24 h 在有王和无王隔室（两个隔室完全分离）进行调换，无王群隔室的幼虫依然发育为蜂王。作者得出结论：蜂王能够产生一种信息素影响工蜂行为，指导工蜂将幼虫饲喂成为工蜂或者蜂王，这种信息素不能通过工蜂传递。以上实验说明，信息素调节至少是欧洲熊蜂级型分化调节因素之一，但是这种信息素来源于自然还是腺体尚未知晓，可能蜂王添加一些分泌物给发育的幼虫，或者至少在发育的幼虫的蜡杯上留下了分泌物。

青年群体中，放入年老蜂王，雌性个体产生量增加；年老群体中，放入青年蜂王，依旧产生蜂王。可能在这种情况下，来自年老群体的工蜂经历了不可逆的变化，使它们对于蜂王信息素反应不敏感，或者大量的工蜂向蜂王发出群体处于晚期阶段的发展趋势的信号，诱导蜂王改变信息素的输出。后者解释与早期的发现相一致，成倍数量的工蜂加速了处女王的产生（Bloch，1999）。从雌性产生与竞争阶段开启两者之间的相关性得出了更进一步的结论，相同的信息素能够抑制新蜂王产生和工蜂产卵，蜂王停止产生信息素标志着失去统治地位（Duchateau and Velthuis，1988；Röseler，1989）。

5　小结与展望

经过长期不间断的研究，目前人们已对蜜蜂级型分化这一复杂、有趣且意义重大的发育现象形成了比较全面的认识（李文峰等，2014）。而熊蜂作为与蜜蜂具备相同生态及经济价值的模式昆虫，对其研究还远远不够，尤其是级型分化方面，很多问题还亟待解决。例如，社会因子如何触发级型分化，蜂王产生的信号如何改变幼虫发育命运？目前，两种熊蜂（*Bombus terrestris* 和 *B. impatiens*）基因组测序已经完成，为级型分化分子机制的研究奠定了基础（Sadd *et al.*，2015）。

熊蜂与蜜蜂生物学特性相似，蜜蜂级型分化经过多年的研究已经绘制出较为细致完整的分子机制网络，我们可以将蜜蜂的诸多研究经验和方法应用于熊蜂这一模式生物，利用愈发成熟的深度测序技术及生物信息学方法打开熊蜂级型分化信号通路，探索熊蜂级型分化的奥秘，从营养、激素、基因等不同方面着手，探寻这些因素与繁殖和级型间的关系，进一步验证、发掘和完善影响级型分化各表型（个体大小、发育时长和群体作用）的具体分子机制等。

同时,DNA 甲基化、基因修饰和重组作为重要的表观遗传机制在熊蜂级型分化中是否也发挥着重要作用、以及产卵和竞争发生的信号是什么等问题,都需要更深入的研究。生殖劳动分工在进化上具有重要意义,从级型分化过程和机理中探索昆虫生殖劳动分工的进化起源及机制意义重大。

参考文献(References)

Alaux C, Jaisson P, Hefetz A, 2005. Reproductive decision-making in semelparous colonies of the bumblebee *Bombus terrestris*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 59: 270 – 277.

Amsalem E, Grozinger CM, Padilla M, Hefetz A, 2015. Bumble bee sociobiology: the physiological and genomic bases of bumble bee social behaviour. *Adv. Insect Physiol.*, 48: 37 – 39.

Bloch G, 1999. Regulation of queen-worker conflict in bumble-bee (*Bombus terrestris*) colonies. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 266: 2465 – 2469.

Bourke AFG, Ratnieks FLW, 1999. Kin conflict over caste determination in social Hymenoptera. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 46: 287 – 297.

Cnaani J, 1998. Larval Development and Caste Determination in the Bumble Bee *Bombus terrestris*. Tel Aviv University, Tel Aviv, Israel. 77 pp.

Cnaani J, Borst DW, Huang ZY, Robinson GE, Hefetz A, 1997. Caste determination in *Bombus terrestris*: differences in development and rates of JH biosynthesis between queen and worker larvae. *J. Insect Physiol.*, 43: 373 – 381.

Cnaani J, Robinson GE, Bloch G, Borst D, Hefetz A, 2000a. The effect of queen-worker conflict on caste determination in the bumblebee *Bombus terrestris*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 47: 346 – 352.

Cnaani J, Robinson GE, Hefetz A, 2000b. The critical period for caste determination in *Bombus terrestris* and its juvenile hormone correlates. *J. Comp. Physiol. A*, 186: 1089 – 1094.

Duchateau MJ, Velthuis HHW, 1988. Development and reproductive strategies in *Bombus terrestris* colonies. *Behaviour*, 107: 186 – 207.

Goulson D, 2010. Bumblebees: Behaviour, Ecology, and Conservation. Oxford University Press, Oxford, England.

Hartfelder K, Cnaani J, Hefetz A, 2000. Caste-specific differences in ecdysteroid titers in early larval stages of the bumblebee *Bombus terrestris*. *J. Insect Physiol.*, 46: 1433 – 1439.

Hartfelder K, Egnels W, 1998. Social insect polymorphism: hormonal regulation of plasticity in development and reproduction in the honeybee. *Curr. Top. Dev.*, 40: 45 – 77.

Hartfelder K, Lazzarini-Guidugli KR, Cervoni MS, Santos DE, Humann FC, 2015. Old threads make new tapestry – rewiring of signalling pathways underlies caste phenotypic plasticity in the honey bee, *Apis mellifera* L. *Adv. Insect Physiol.*, 48: 1 – 36.

Kamakura M, 2011. Royalactin induces queen differentiation in honeybees. *Nature*, 473: 478 – 483.

Kodaira Y, Ohtsuki H, Yokoyama J, Kawata M, 2009. Size-dependent foraging gene expression and behavioral caste differentiation in *Bombus ignitus*. *BMC Res. Notes*, 2: 184.

Li WF, Zhong BX, Su SK, 2014. Mechanisms of caste differentiation in honey bee. *Acta Entomologica Sinica*, 57(2): 248 – 256. [李文峰, 钟伯雄, 苏松坤, 2014. 蜜蜂级型分化机理. 昆虫学报, 57(2): 248 – 256]

Melampy RM, Willis ER, 1939. Respiratory metabolism during larval and pupal development of the female honeybee (*Apis mellifica* L.). *Physiol. Zool.*, 12(3): 302 – 311.

Pereboom JJM, 2000. The composition of larval food and the significance of exocrine secretions in the bumblebee *Bombus terrestris*. *Insect. Soc.*, 47: 11 – 20.

Pereboom JJM, JordanWC, Sumner S, Hammond RL, Bourke AFG, 2005. Differential gene expression in queen-worker caste determination in bumble-bees. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 272: 1145 – 1152.

Pereboom JJM, Velthuis HHW, Duchateau MJ, 2003. The organisation of larval feeding in bumblebees (Hymenoptera, Apidae) and its significance to caste differentiation. *Insect. Soc.*, 50: 127 – 133.

Plowright RC, Jay SC, 1968. Caste differentiation in bumblebees (*Bombus* Latr.: Hym.). I. The determination of female size. *Insect. Soc.*, 15: 171 – 192.

Plowright RC, Jay SC, 1977. On the size determination of bumble bee castes (Hymenoptera: Apidae). *Can. J. Zool.*, 55: 1133 – 1138.

Ribeiro MF, 1999. Long-duration feedings and caste differentiation in *Bombus terrestris* larvae. *Insect. Soc.*, 46: 315 – 322.

Ribeiro MF, Velthuis HHW, Duchateau MJ, van der Tweel I, 1999. Feeding frequency and caste differentiation in *Bombus terrestris* larvae. *Insect. Soc.*, 46: 306 – 314.

Riddiford LM, 1981. Hormonal control of epidermal cell development. *Integr. Comp. Biol.*, 21: 751 – 762.

Robinson GE, 1992. Regulation of division of labor in insect societies. *Annu. Reu. Entomal.*, 37(1): 637 – 665.

Röseler PF, 1970. Differences in the caste determination between the bumblebee species *Bombus hypnorum* and *Bombus terrestris*. *Z. Naturforsch.*, 25: 543 – 548.

Röseler PF, 1976. Juvenile hormone and queen rearing in bumblebees. In: Lüscher M ed. Phase and Caste Determination in Insects: Endocrine Aspects. Pergamon Press, New York, NY. 55 – 61.

Röseler PF, 1989. Roles of morphogenetic hormones in caste polymorphism in bumble bees. In: Gupta AP ed. Morphogentic of Arthropods: Roles in Histogenesis, Organogenesis, and Morphogenesis. Rutgers University Press, New Brunswick, NJ. 385 – 399.

Sadd BM, Barribeau SM, Bloch G, *et al.*, 2015. The genomes of two key bumblebee species with primitive eusocial organization. *Genome Biol.*, 16: 76.

Shuel RW, Dixon SE, 1960. The early establishment of dimorphism in the

female honrybee, *Apis mellifera* L. *Insect*. *Soc*., 7(3): 265 – 282.

Strambi A, Strambi C, Röseler PF, Röseler I, 1984. Simultaneous determination of juvenile hormone and ecdysteroid titers in the hemolymph of bumblebee prepupae (*Bombus hypnorum* and *B. terrestris*). *Gen*. *Comp*. *Endocrinol*., 55: 83 – 88.

Wheeler DE, 1986. Developmental and physiological determinants of caste in social Hymenoptera: evolutionary implications. *Am*. *Nat*., 128: 13 – 34.

Wigglesworth VP, 1954. The Physiology of Insect Metamorphosis. Cambridge University Press, Combridge, UK. 152 pp.

Wirtz P, Beetsma J, 1972. Induction of caste differentiation in the honeybee (*Apis mellifera*) by juvenile hormone. *Entomol*. *Exp*. *Appl*., 15: 517 – 520.

Wu XB, Yan WY, Huang K, Zeng ZJ, 2008. Advances of worker policing in *Apis mellifera*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 45(2): 189 – 193. [吴小波, 颜伟玉, 黄康, 曾志将, 2008. 意大利蜜蜂工蜂监督研究进展. 应用昆虫学报, 45(2): 189 – 193]

（责任编辑：赵利辉）